奥陶纪末期深水介壳动物群在湘西北的发现及其古生态意义

戎嘉余^{1*}, 魏鑫^{1,2}, 詹仁斌^{1,3}, 王恽¹

1. 中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008;

2. 中国科学技术大学地球和空间科学学院, 合肥 230026;

3. 中国科学院大学地球科学学院, 北京 100049

* E-mail: jyrong@nigpas.ac.cn

收稿日期: 2017-08-30; 收修改稿日期: 2017-11-10; 接受日期: 2017-12-29; 网络版发表日期: 2018-03-15

国家自然科学基金项目(批准号: 41530103, 41521061, 41290260)和中国科学院B类先导专项培育项目(编号: XDPB05)资助

摘要 首次记述湘西北桃源和慈利县境奥陶系顶部新开岭层产三叶虫武宁尖盾虫(松溪虫) (*Mucronaspis* (*Songxites*) *wuningensis*)和腕足类平月贝-小埃吉尔月贝组合(*Paromalomena-Aegiromenella* Assemblage), 并新建小埃吉尔月贝群集(*Aegiromenella* Association). 群落生态分析表明, 这是赫南特期华南深水介壳动物群, 栖息在上扬子区东南缘外的湘西北斜坡上, 与上扬子区北缘陕南斜坡、渝北凹地(新名)、下扬子区赣皖苏缓坡的同期产物一样, 均属于凉深水、低分异度的赫南特贝动物群, 宜归于BA4-5(水深约60~150m, 最深可达200m)的生态位; 与上扬子台地浅水三叶虫*M. (S.) mucronata*类群和典型赫南特贝动物群(*Hirnantia* Fauna)有重要差异, 后者主要栖息在BA2-3(水深约5~60m)的生态位. 首次绘制出华南赫南特期浅水和深水壳相动物群古地理分布型式. 假设湘西北奥陶纪末期沉积速率均等, 根据五峰组压实厚度和笔石带绝对年龄值, 推算出新开岭层沉积时间只有1.2万年, 这或许表明该时期全球重大环境变化在时间上比原先想象的要短很多, 尤其是对深水域的影响, 明显短于浅水域.

关键词 奥陶系顶部, 赫南特期, 较深水相, 群落生态, 湘西北, 华南

1 前言

赫南特贝动物群(*Hirnantia* Fauna)是奥陶纪末南方大陆冰盖形成后、由南半球海水带来的一个全球广布、冷/凉水、全新的底栖动物群. 它常与三叶虫尖盾虫属(松溪虫亚属) (*Mucronaspis* (*Songxites*))相伴. 以往文献把该三叶虫鉴定为小达尔曼虫(*Dalmanitina*)属, 著名的“小达尔曼虫层”即源于此名(卢衍豪, 1959; 张

文堂, 1974; 盛莘夫, 1974). 这个壳相动物群特征鲜明, 易于识别, 目前已在全球10多个板块或地体上发现(Temple, 1965; Marek和Havlíček, 1967; Bergström, 1968; Wright, 1968; Havlíček, 1971; Cocks和Price, 1975; 戎嘉余, 1979; Harper, 1981; Benedetto, 1986; 戎嘉余和许汉奎, 1987; Melou, 1987; Rong和Harper, 1988; Villas等, 1999; Rong等, 2002; Hints等, 2012; Popov和Cocks, 2014; Hints和Harper, 2015). 在亚洲, 它

中文引用格式: 戎嘉余, 魏鑫, 詹仁斌, 王恽. 2018. 奥陶纪末期深水介壳动物群在湘西北的发现及其古生态意义. 中国科学: 地球科学, 48: 753–766, doi: 10.1360/N072017-00286

英文引用格式: Rong J Y, Wei X, Zhan R B, Wang Y. 2018. A deep water shelly fauna from the uppermost Ordovician in northwestern Hunan, South China and its paleoecological implications. Science China Earth Sciences, 61: 730–744, <https://doi.org/10.1007/s11430-017-9165-y>

产自华南板块、拉萨板块、柴达木板块(祁连山)、掸泰板块(如滇西、缅甸北掸邦、泰国)、哈萨克斯坦的钦吉斯和楚-伊犁地体等处。就华南而言, 这一化石群已在长江流域十省市(滇、川、黔、渝、陕、鄂、赣、皖、苏、浙)、百余地点被发现(戎嘉余等, 1974; 戎嘉余, 1979; 李耀西等, 1975; 常美丽, 1981; 曾庆奎等, 1983, 2016; 曾庆奎, 1987; Rong, 1984; 周志毅等, 2004, 2014; Zhan等, 2010, 2011; Zhou等, 2011), 唯独湖南省是个例外。

湖南省地质矿产局区域地质调查大队(1986)¹⁾在湘西北桃源九溪奥陶系五峰组顶部最早发现了 *Dalmanitina*(即 *Mucronaspis* (Songxites))-*Hirnantia* 动物群; 刘义仁和傅汉英(1990)指出: “这是湖南省唯一一个产该动物群的地点”; 苏文博(2001)绘制桃源湘西北奥陶、志留系层序地层格架图和葛祥英等(2014)编制湖南晚奥陶世古地理图时, 上述信息均被引用, 惜迄今未能详细面世。位于上扬子台地东南缘外斜坡上的桃源, 奥陶纪末发育怎样一个壳相动物群, 令人关注。

刘义仁是上述壳相化石群的发现者, 他原拟将相关三叶虫成文发表, 因故未能如愿。2017年春, 经刘义

仁热情指点, 笔者专程前往桃源考察。我们选定两个小区(即白马泉以北-马家坡以东(1、3号剖面)和盘家嘴-白岩村以北(4~6号剖面))进行踏勘(图1)。多条穿越奥陶-志留系界线地层的新剖面, 因“村村通公路”而被开辟出来, 但五峰组(厚达40m)和龙马溪组(43.5m)之间15cm厚的介壳层, 在数天工作之后仍不知其深藏何处, 真是“有心栽花花不开”。后来终于在白马泉水库以西约1km的无名山包密林里(2号, 简称桃源白马泉剖面), 发现了这个层位及其介壳化石(图1b和c、图2a、图3)。因在岩性、沉积和化石方面, 此层均与赣北的相同, 故以新开岭层称之。随后, 笔者又在慈利二坊坪西景龙桥首次发现新开岭层的壳相化石(简称慈利景龙桥剖面)(图1b和d、图2f和g), 真可谓“无心插柳柳成荫”。这是湖南省第二个赫南特期壳相化石的新产地。

本文在记载桃源和慈利奥陶系顶部新开岭层的三叶虫和腕足类化石的基础上, 分析湘西北与上、下扬子区奥陶纪末期的深水介壳动物群, 探讨其组合特征、多样性变化、群落生态性质及其归属, 并将它们与上扬子台地典型的浅水赫南特贝动物群进行比较,

图1 湘西北桃源和慈利两县地质剖面位置图

1) 湖南省地质矿产局区域地质调查大队. 1986. 湖南地层(内刊). 1-764

图2 湘西北桃源和慈利两县奥陶-志留系界线地层剖面

(a)~(e) 湘西北桃源县境。(a) 九溪白马泉剖面远观, A框示五峰组一部分, B框示奥陶-志留系界线地层位置, 虚线示新开出的上山小路; (b) 为(a)中B框内出露的地层, 示五峰组与龙马溪组之间的新开岭层(黄色泥质灰质粉砂岩); (c) 为(a)中A框内出露的地层; (d) 九溪白马泉水库大坝剖面内出露的地层; (e) 九溪白岩中剖面。(c)~(e)均示五峰组黑色硅质页岩。(f)、(g) 湘西北慈利县景龙桥剖面。(f) 野外记录本示五峰组黑色硅质页岩中褐色铁质风化壳, 地质锤示五峰组上部; (g) 示五峰组与龙马溪组之间的新开岭层, 岩性为黄白色泥质灰质粉砂岩。地质锤长度为24cm

旨在揭示奥陶纪赫南特期浅水和深水的介壳动物群异同点及其古生态学的意义。

2 地层与古生物记录

桃源白马泉剖面(29°12'33.1"N, 111°15'44.4"E; 海

拔123m), 出露五峰组和龙马溪组下部。新开岭层厚约15cm, 灰黄色、风化后灰白色的粉砂质灰质泥岩; 下伏地层系五峰组顶部*Normalograptus bohemicus*(相当于*N. extraordinarius*带, 赫南特阶下部), 上覆地层为龙马溪组底部*M. persculptus*带(赫南特阶上部)(刘义仁和傅汉英, 1990)(图4)。新开岭层产三叶虫(*M. (Songxites)*

图 3 湖南桃源九溪白马泉剖面外观图

wuningensis (Lin) (大量), *Platycoryphe sinensis* (Lu) (稀少)和*Eoleonaspis* sp. (个别), 头、尾(占多数)、唇瓣、胸节、活动颊及复眼均分开保存, 大小相差悬殊)和腕足类(仅*Aegiomenella*一属, 保存分散)(表1); 其他门类包括腹足类、软舌螺类、介形虫类、短剑类等, 数量很少, 属种未定。

慈利二坊坪西景龙桥一龚姓人家白色新农舍右前山坡脚下, 新劈出的小陡坎旁(简称景龙桥剖面)(29°18'1.0"N, 14°05'21.4"E; 海拔158m), 在五峰组和龙马溪组之间也发育新开岭层, 为土灰色粉砂质、灰质泥岩(厚15cm), 壳相化石包括三叶虫(*M. (Songxites) wuningensis* (Lin) (占优势)和*Eoleonaspis* sp.(个别)), 腕足类(*Aegiomenella planissima*(较多), *Paromalomena polonica* (Temple), *Toxorthis* sp.和*Cliftonia* sp. (各1枚))(表1)及少量腹足类、短剑类、软舌螺等(属种未定)。慈利五峰组最上部属于*N. extraordinarius*带(刘义仁和傅汉英, 1990)。

上述两地新开岭层所含化石群有一共同特点, 即除腕足类和三叶虫外, 上扬子台地常见的海百合茎、苔藓虫、珊瑚、较大个体双壳类、腹足类等化石均未发现。在腕足类中, 上扬子台地上典型赫南特贝动物群的多数特征分子和磷酸盐壳质的属种, 未在新开岭层发现。在三叶虫动物群中, 也未见及如*Dicranopeltis*等属。这些差异清晰地说明观音桥层(浅水)和新开岭

系	统	阶	笔石带	岩石地层	地层柱	岩性
志留系	兰多维列统	鲁丹阶	<i>P. acuminatus</i> 442.7Ma	龙马溪组		黑色碳质页岩
			<i>A. ascensus</i> 443.8Ma			
			<i>M. persculptus</i> 444.4Ma			
			<i>N. extraordinarius</i> 445.2Ma			
奥陶系	上统	赫南特阶		新开岭层		灰黄色钙质泥岩
				五峰组		黑色硅质页岩

图 4 湖南桃源九溪白马泉奥陶-志留系界线地层柱状图

层、南郑组上部(深水)的赫南特期介壳相化石群, 在群落组成和生态特征上, 存在实质上的差异。

3 湘西北奥陶系顶部新开岭层壳相动物群分析

湘西北新开岭层化石以三叶虫*M. (Songxites)*占优势; 腕足类以*Aegiomenella*为主; 其他门类稀少。

3.1 腕足动物群(图5)

两地腕足类均以*Aegiomenella planissima* (Reed)

表 1 湘西北桃源白马泉和慈利景龙桥奥陶系顶部新开岭层三叶虫和腕足类化石记录

化石类别 (含数量)						化石类别 (含数量)						
桃源白马泉剖面						慈利景龙桥剖面						
三叶虫	头	胸	尾	唇瓣	活动颊	三叶虫	头	胸	尾	唇瓣	活动颊	复眼
<i>Songxites</i> (146)	41	37	38	6	24	(89)	28	9	31	14	5	2
<i>Platycoryphe</i> (8)	5		3			(0)						
<i>Eoleonaspis</i> (1)					1	(1)					1	
腕足类	腹外模	腹内模	背外模	背内模		腕足类	腹外模	腹内模	背外模	背内模		
<i>Aegiromenella</i> (37)	13	5	13	6		(36)	11	6	10	9		
<i>Paromalomena</i> (0)						(1)				1		
<i>Cliftonia</i> (0)						(1)			1			
<i>Toxorthis</i> (0)						(1)		1				

最常见。在桃源白马泉, 只有*A. planissima*一种, 本文将其命名为小埃吉尔月贝群集(*Aegiromenella* Association, 新名, 简称*A.* 群集)。在慈利景龙桥, 多样性略有增高, 除*A. planissima*外, 还有个别的*Paromalomena polonica* (Temple), *Cliftonia* sp.和*Toxorthis* sp., 属于平月贝-小埃吉尔月贝组合(*Paromalomena-Aegiromenella* Assemblage, 简称*P.-A.*组合)。

*P.-A.*组合是根据安徽泾县和江西武宁新开岭层腕足类命名的(戎嘉余, 1979), 也属于赫南特贝动物群。因*Paromalomena*是该动物群的常见分子, 为显示与后者的联系而将其作为本组合的命名属之一, 但在数量上并不占优势; *Cliftonia*和*Toxorthis*亦见于宜昌、长宁赫南特贝动物群中; *Toxorthis*还见于英格兰同期地层中, 属于较深水分子; 上述化石记录反映出湘西北新开岭层腕足类与上扬子台地典型赫南特贝动物群尽管有某些联系, 但差异是十分显著的(详见下文)。

3.2 三叶虫动物群(图6)

桃源和慈利赫南特期三叶虫以*M. (Songxites) wuningensis*为特征, 常见于上扬子区的*Eoleonaspis*和*Platycoryphe*在湘西北也有记录, 各自的丰度相差不大。这3属对环境适应能力极强, 分布甚广, 历程很短, 作为一个组合的整体主要分布在赫南特期。*M. (Songxites)*还可上延至志留纪初(Wei和Zhan, 2017)。

*Mucronaspis*与*Dalmanitina* Reed, 1905在形态特征上很相似。Destombes(1963)建立亚属*Dalmanitina (Mucronaspis)*时, 指出其与*D. (Dalmanitina)*的差异在于眼更大, 头鞍非棒状, 面线后支在近后边缘沟处切于侧边

缘, 尾边缘显著。Destombes(1972)将亚属*D. (Mucronaspis)*提升为属; 嗣后, Ingham(1977)和Owen(1981)认为它与*Dalmanitina*的差别还包括头盖凸起较小, 颊刺更长, 后两对头鞍沟近平行, 第二对头鞍沟向内深切, 第三对头鞍沟很少向前扩张, 唇瓣后边缘呈齿状, 胸部肋节末端向后延伸成肋刺。林天瑞(1981)建立的*Dalmanitina (Songxites)*新亚属, 后被Vandenberg 等(1984)提升为属, 其主要特征是眼小且小眼体数量少, Wu(1984)指出这一特征可能是生态差异所致, 与较深水环境有关。Zhou等 (2011)认为其眼的大小和小眼体数量的多少与个体发育相关, 眼部特征应属于种间差异; 但更重要的是他们将*D. (Songxites)*改归于*Mucronaspis*属, 笔者赞同此观点。*M. (Songxites)*与*M. (Mucronaspis)*最主要的区别在于*Songxites*侧边缘沟很明显, 且与后边缘沟交于颊角, 而*Mucronaspis*侧边缘沟是向外侧斜伸的, 与后边缘沟不连。

湘西北新开岭层的*M. (Songxites) wuningensis*与上扬子台地的*M. (Songxites) mucronata*在形态上有较大的差异, 而与武宁和泾县的相同, 眼睛都很小(如图6a), 推测生活在昏暗、深水的环境中(Wu, 1984), 或在水深100m以下的海底(周志毅等, 2004)。

4 华南赫南特期深水腕足类组合特征与分布

华南赫南特期的*Paromalomena-Aegiromenella*组合, 除本文记载的慈利外, 还在以下多处报道(图7): (1) 赣西北武宁官塘园(俞剑华等, 1984); (2) 皖南泾县北

图5 湘西北桃源慈利和陕南镇巴奥陶系顶部的腕足动物

所有标本收藏于中国科学院南京地质古生物研究所标本馆, 标本编号由前缀NIGP和6位数字构成。(a)~(e) *Aegiromenella planissima* (Reed, 1915). (a) 背外模, NIGP166211; (b)、(c) 两个腹内模, NIGP166214, 166213; (d)、(e) 两个背内模, NIGP166217, 166218. (f)、(g) *Toxorthis* sp.: 腹内模、背内模, NIGP166219, 166235. (h) *Paromalomena polonica* (Temple, 1965): 背内模, NIGP166220. (i) *Cliftonia* sp.: 腹内模, NIGP166221. 除(g)外, 全部采自湘西北奥陶系顶部新开岭层。(a)、(b)、(d)采自桃源白马泉(采集号TJB-G01), (c)、(e)采自慈利景龙桥(采集号CJG-01), (g)采自陕南镇巴星子山奥陶系顶部南郑组上部(采集号SZB-11). 图中比例尺为1mm

贡里(Li 等, 1984; Li 等, 2015); (3) 苏南南京汤山(焦世鼎和张全忠, 1984)(以上均产自新开岭层); (4) 浙西北临安(于潜汤家)堰口组(Geng等, 1984; Zhang等, 2007); (5) 陕南山南郑梁山南郑组上部(朱兆玲等, 1986; 刘洪福, 1986; 李积金和成汉钧, 1988; 李文厚, 1997); (6) 陕南镇巴星子山南郑组顶部(笔者等2016年考察); (7) 重庆石柱漆辽木厂沟(据笔者等2010年考察). 以上各地的腕足类均由笔者鉴定.

*P.-A.*组合有以下特点: (1) *Aegiromenella*最常见, 与*Paromalomena*等共生; (2) 化石保存分散, 数量有限; (3) 多样性低, 通常仅2-3种; (4) 个体小, 如*Aegiromenella*成体壳宽多在2.5~5mm之间, 反映当时海底光照甚弱、营养不足、氧供应亦有限等. 本组合常与三叶虫*M. (Songxites) wuningensis*(大量), *Platycoryphe*和

Eoleonaspis(个别)共生.

陕南梁山南郑组上部除产有*Aegiromenella*, *Paromalomena*和*Fardenia*外, 还有*Orbiculoidea*?, *Paracranio*ps和*Rostricellula*?; 同层中, 除笔石外, 还有三叶虫、锥石、介形虫、腹足类、双壳类、苔藓虫、短剑类、海百合茎、海绵骨针、头足类和放射虫等. 有趣的是, 该地区与之相伴的三叶虫主要是丰富的*M. (Songxites) nanchengensis*种, 它在形态上似乎介于*M. (Songxites) mucronata*和*M. (Songxites) wuningensis*之间.

*Aegiromenella*群集是华南奥陶纪末期多样性最低、丰度亦最小的腕足类组合, *A. planissima*单枪匹马出现在地层中, 其他腕足类无影无踪. 除上述*P.-A.*组合外, 它还在典型赫南特贝动物群中有少量记录, 如鄂西

图 6 湘西北奥陶系顶部的三叶虫

所有标本收藏于中国科学院南京地质古生物研究所标本馆, 标本编号由前缀NIGP和6位数字构成。(a)~(c) *Mucronaspis* (*Songxites*) *wuningensis* (Lin, 1981). (a) 头盖, NIGP166222; (b) 唇瓣, NIGP166227; (c) 尾部, NIGP166229. (d)、(e) *Platycoryphe sinensis* (Liu Yi, 1963). (d) 头盖, NIGP166231; (e) 尾部, NIGP166232. (f) *Eoleonaspis* sp., 活动颊(外模), NIGP166233. (a)、(d)、(e)、(f) 标本产自桃源白马泉(采集号TJB-G01); (b)、(c) 产自慈利景龙桥(采集号CJG-01); 奥陶系顶部新开岭层. 图中比例尺为2mm

宜昌(BA3下部)(曾庆奎等, 2016)和缅甸北禅邦(系该种原产地, 可能为BA4上部)(Reed, 1915; Cocks和Fortey, 1998), 唯数量有限. 此外, 浙北德清三桥埠安吉组近底部(AEP728: *M. persculptus*带)的*A. planissima*与*M. (Songxites) wuningensis*共生(Zhang等, 2007), 时代可能是赫南特中期; 杭州余杭狮子山堰口组上部(AFL303: *M. persculptus*带上部)的*Leangella*-*Songxites*组合(赫南特晚期)中, *A. planissima*与常见于较深水海域的*Anisopleurella*, *Brevilamnulella*, *Dolerorthis*, *Eoplectodonta*, *Epitomyonia*, *Leangella*, *Ravozetina*和*Skenidioides*等腕足类共生, 被归于BA5(Rong等, 2008). 这个化石群是奥陶纪末大灭绝后, 全球气候转暖、海平面速升的残存期的产物, 其属种成分、组合面貌和多样性与大灭绝两幕之间的赫南特贝动物群有实质性的差别.

根据对现代腕足类的研究, 从海洋浅水到深水, 各生物组合面貌发生大的变化(Zezina, 2008). 表面上看是海水加深, 实质上是各种环境参数都发生了变化. 动物群落除组分、多样性外, 生物本身也会相应变化, 如腕足类就会发生个体变小、壳壁变薄、内部构造变弱

或变小(如主基变细, 中隔板变窄、短、低, 肌痕区围脊消失, 纤毛环构造变得简单而轻巧). 这些变化体现了“幼型持续”(neoteny)的特征, 即生物发育速率极度减慢甚至停滞, 使成年个体保留其祖先幼期的特征. 这种个体发育现象, 不特见于现代腕足类, 深时记录也不例外, 如晚奥陶世褶脊贝类的*Sericoidea*, 从远岸较深水到斜坡深水海域, 随着海水加深, 壳内表的突起(septules)变短、数目变少、粒度变小, 中隔板变成窄低的中隔脊, 形态构造简化了(Candela, 2011). 赫南特期由*Aegiromena*变成*Aegiromenella*即属于这种情况. 由此说明, 海水变深后, 腕足类在个体大小、结构构造、组合分布等方面均会发生适应更深水底域环境的相应变化. 上述史前海域底栖生物的特征也在现代海域中得到验证(Fursich和Hurst, 1974).

5 华南赫南特期深水腕足类与典型赫南特贝动物群的异同点

最初, 华南赫南特贝动物群被识别为*Kinnella*-*Plectothyrella*组合, *Draborthis*-*Toxorthis*组合和*Paro-*

图7 华南奥陶纪赫南特期古地理轮廓及三叶虫和腕足动物群的分布

I: 盆地。I₁: 扬子北缘盆地, 包括勉县、紫阳、岚皋、镇巴、镇坪、竹山南部和房县等县境; I₂: 湘中盆地, 以上均系黑色笔石相地层; I₃: 从鄂东南往北方向进入皖南, 宿松、怀宁、青阳、石台、无为、和县和滁县等县境内大都缺失新开岭层和相关动物群(杜森官, 1989), 此区南缘紧挨着赫南特期深水壳相生物群分布区, 不宜简单视为古陆位置, 其古地理性质尚待研究。II. 斜坡、缓坡和凹地, 腕足类 *Paromalomena*-*Aegiomenella* 组合和 *Aegiomenella* 群集。II₁: 湘西北斜坡(本研究区); II₂: 赣皖苏缓坡, II_{1,2} 均产 *M. (Songxites) wuningensis* 类群; II₃: 陕南斜坡, 产 *M. (Songxites) nanchengensis* 类群; II₄ 渝北凹地(新名, 部分系推测, 因万州、开县、云阳和奉节等地情况不明)。III. 台地。III₁: 上扬子台地, 富含典型 *Hirnantia* 动物群和 *M. (Songxites) mucronata* 类群, 在滇东北、黔北、四川、重庆和鄂西等已知拥有上百个产地; III₂: 缺失观音桥层和赫南特贝动物群, 是否有过沉积、后被剥蚀? 或一直是水下隆起? 古地理性质不明, 至少 III₂ 与 II₁ 在空间上紧挨着是难以解释的。IV. 华夏古陆北缘近岸浅水相(此区大部分系推测), 大量碎屑物质堆积, 颗粒变粗, 但化石资料极少(如浙西北文昌)。V. 秦岭-大别造山带。产地: 1-湖南慈利景龙桥, 2-湖南桃源白马泉, 3-江西武宁官塘园, 4-安徽太平桃坑, 5-安徽泾县八贡里, 6-浙江余杭于潜, 7-江苏南京汤山, 8-浙江德清三桥埠, 9-陕西南郑梁山, 10-陕西镇巴小星梁子, 11-重庆石柱漆辽木厂沟, 12-重庆城口杨家坝, 13-重庆巫溪白鹿, 14-浙江淳安文昌(浙西北淳安、建德、桐庐、临安和安吉等地发育赫南特期浅水沉积(文昌组, 灰绿色砂岩、粉砂岩夹泥岩, 缺失海相红层)(刘晓等, 2012), 腕足类以 *Rhynchotrema* 占优势(BA2)), 15-浙江江山红家坞(浙赣边区江山、常山和玉山等地发育赫南特期近岸浅水海相红层, 即红家坞组, 为一套紫红色、褐黄色、灰色砂岩、粉砂岩、泥岩地层(BA1), 厚度380~483m(汪武隆等, 2004), 江山大桥红家坞村是其典型发育地。近年来经地质和石油部门同仁的努力, 扬子区奥陶纪赫南特期古地理研究进展很大, 但认识歧义较大; 本文绘制出该期华南海陆分布轮廓图, 只是反映浅水和深水壳相生物群(腕足类和三叶虫)的组合特征与分布范围, 许多古地理细节尚待研讨

malomena-*Aegiomenella*组合(戎嘉余, 1979)。在国内外文献中记载的上扬子区该动物群, 基本上都属于浅水相产物(即前2个组合); 而本文研究的第3个组合则极少被记录。

典型的赫南特贝动物群具有以下特点: (1) 属种成分: *Hirnantia*与*Eostropheodonta*, *Hindella*, *Kinnella*, *Plectothyrella*等特征分子共生; (2) 多样性较高(最高逾20属); (3) 丰度较大; (4) 个体大小相差悬殊(最小的壳宽为2~3mm, 如*Toxorthis*; 最大的超过40mm, 如*Hirnantia*); (5) 群落分异显著(Rong, 1984; 戎嘉余, 1986; Wang等, 1987; 曾庆奎, 1991; 李贵鹏等, 2009; Zhan等,

2010, 2011; 曾庆奎等, 2016)。

本文记述的深水相P-A.组合和A.群集, 均以*Aegiomenella*为特征, P-A.组合伴有*Paromalomena*, *Fardenia*, *Cliftonia*和*Toxorthis*等, A.群集只含一个属。上述这些属在典型赫南特贝动物群中也有发现, 如*Aegiomenella*见于上扬子台地较深水域(BA3下部, 如宜昌)(曾庆奎等, 2016); *Paromalomena*, *Fardenia*和*Cliftonia*等, 在上扬子区虽较常见, 但在本组合中数量变少、壳体变小(或变薄); *Toxorthis*是典型赫南特贝动物群中较深水成员(Rong, 1984)。实质上, 本组合最重要的特征是缺失典型赫南特贝动物群的多数属种, 特别是赫南特

贝动物群的领衔分子 *Hirnantia* 本身和其他典型分子如德姆贝类(如 *Dalmanella*, *Draborthis*, *Dysprosorthis*, *Kinnella*, *Hirnantia*, *Mirorthis* 和 *Trucizetina*) 和扭月贝类(*Eostropheodonta*)、小嘴贝类(*Plectothyrella*)、无窗贝类(*Hindella*) 及多数过去被归于无铰纲的属(如 *Pseudopholidops*, *Deliella* 和 *Orbiculoidea*?), 在本组合中全部销声匿迹. 如此巨大的动物群组成和多样性的差异, 究竟是怎样造成的呢? 或许能从群落生态分析中发现些许端倪.

6 华南赫南特期腕足类群落生态分析

志留纪、泥盆纪海洋平坦海底(Level bottom)群落分布的研究, 始于上世纪60年代(Ziegler, 1965; Ziegler 等, 1968). 随着底栖组合(Benthic Assemblage)概念的提出(Boucot, 1975, 1981), 相关群落生态研究日渐增多(如Cocks和McKerrow, 1984; Brett等, 1993; Percival和Webby, 1996), 而且被引入到了奥陶系的领域中(Sheehan, 1979; Rong, 1984; Potter和Boucot, 1992; Zhan等, 2002; Rasmussen等, 2012). 研究表明, 底栖无脊椎动物的群落分布是受很多因素制约的, 其中水深的变化尤为明显. 这是由于从海岸带开始, 随着海水深度的逐渐变化, 海盆底域的温度、盐度、压力、光照、水动力、食物(含营养)、底质、沉积、氧分等诸多因素均发生相应的变化, 直至环境恶劣(如缺氧、无光照、无营养)、正常底栖无脊椎动物难以存活的海盆深处. 由于每个学者的研究区域及其构造、古地理、沉积环境都是不同的, 加上地质年代、学者思维等因素, 认识的差异普遍存在(Azmy等, 2006). 如果考虑到将今论古的因素, 许多环境参数, 如陆表海大小、斜坡的坡度、透光度、浪基面的位置、风暴沉积、陆棚外缘与海岸线的距离及其深度, 各研究地区会很不一样.

这样, 不同学者对群落生存环境的推断, 包括对相对和绝对水深的推测, 有不同的认识是正常的, 可以理解的. 例如, 根据威尔士/英格兰志留纪兰多维尔世BA4-5腕足类群落(一种说法是水深不足60m)(Cocks和McKerrow, 1984), 与奥陶纪凯迪期BA4-5叶月贝动物群(水深显然大于60m)(Rong等, 1999; Zhan等, 2002)的认识是不一样的. 同样, 奥陶纪末期赫南特贝动物群的相关群落, 亦被不同学者置于不同的海水深度中(比如: 浅水, 层位上有鲕粒灰岩、礁灰岩相伴、潟湖型

(Wright, 1968); 深水, 可达BA4, 甚或更深(Sheehan, 1979)), 似乎更多地牵涉到不同群落的生存环境和生态差异.

尽管如此, 如果研究区发育一个同时期、从近岸到远岸、从台地、斜坡到盆地、从浅水、较深水到深水的平坦海底底栖动物群落系列, 同时, 在这个基础上进行深入研究, 探寻其群落生态分布特征和规律, 这样的成果更会令人关注. 研究证实, 从近岸浅水到远岸深水海域的底栖动物群落的分布是有规律可循的, 如黔北从遵义经桐梓到渝南綦江奥陶系顶部观音桥层所含赫南特贝动物群(戎嘉余, 1986)和浙赣边区晚奥陶世凯迪(Katian)晚期长坞组和下镇组的腕足动物群, 就发育这样的从浅到深的群落系列(Zhan等, 2002), 引起了同行的关注. 不仅腕足类如此, 笔石(以漂浮为主)和三叶虫(底栖和游泳)的研究也验证了海洋动物这种深度分带的特点(陈旭, 1990; 周志毅等, 2004).

如何确定腕足动物群落的底栖组合归属呢? 我们主要考虑以下方面: (1) 化石组分, (2) 特征属种(专指深水或浅水类型)的发育及其数量, (3) 属种多样性的高低, (4) 个体大小及壳质厚度, (5) 群落的基本特征及其性质, (6) 共生的化石组合特点, (7) 水动力的强弱(含浪基面的位置), (8) 古地理的位置(尤其是距离海岸的远近), (9) 沉积岩、沉积构造及其识别标志, (10) 埋藏特点等.

典型的台地浅水相的腕足动物群是栖息在透光带内、浪基面上、有充足食物、氧气、一定水动力和较好水质条件中, 为古生代平坦海底固着底栖生物的优势所在. 那些较深水相分子(如 *Skenidioides*, *Epitomyonia*, *Dicoelosia* 和 *Leangella*) 存在与否, 是区分BA2-3和BA4-5的关键点之一. 但是, 在赫南特期海域环境发生灾变时, 这些属变得极其罕见, 经常缺失, 从而增加了确定BA归属的难度.

同一底栖组合内可识别出很多群落或群集, 它们各自栖息在同一深度范围内的不同生境里. 总体上, 上扬子台地的典型赫南特贝动物群宜归于BA2-3, 推测水深一般在5~60m之间(Rong等, 2008), 或把宜昌的产物归于BA3-4(曾庆奎等, 2016), 其底线也许深达80m(曾庆奎, 1991). 前一个推测与古水深插值结果平均20~30m较为接近(张琳娜等, 2016).

属种多样性的多寡, 也是识别一个群落环境的具体标志. 一般来说, 在BA3下部到BA4上部的群落多样

性是最高的. 如赫南特期上扬子台地上, 宜昌、长宁和南江的化石群多样性是最高的(常在15~20属种之间); 多样性最低的在两头, 一头在近岸带, 一头是在远岸较深水地区. 例如, 地处浙赣边区的江山店边(JDD)奥陶纪凯迪晚期被归于BA3下部的群落多样性高达40多属(Zhan和Cocks, 1998; Zhan等, 2002), 这是很典型的.

现就华南赫南特期浅水到深水介壳动物群落的分布特征简析如下.

(1) 华南的赫南特贝动物群可以分成典型、浅水的与非典型、深水的两种类型. 浅水型栖息在上扬子台地, 群落分异强烈, 属种多样性较高, 宜归于BA2-3(水深5~60m); 深水类型以*Aegiomenella*为特色并占据优势, 多样性甚低, 属于BA4-5的产物(水深60~150m, 最深可达200m). 进一步细分, 陕南斜坡、渝北凹地、湘西北斜坡和赣皖苏缓坡海域滋生*P.-A.*组合(可能归于BA4, 水深60~100m)和更深的*A.*群集(宜归于BA5, 水深100~150m, 最深达200m)(图7). 如果将后者归于BA5是合理的, 那么在奥陶纪末全球海平面下降近百米的情况下, 上扬子台地东南缘外的湘西北斜坡的桃源一带五峰组上部黑色笔石页岩沉积水深很可能超过200m. 再进一步推测, 上扬子台地正常浅海域五峰组上部沉积时的海水, 通常超过100m, 最深可达160~200m(BA5)(Rong等, 2008); 这样才能与经过全球海平面大幅下降后、全球广布的典型赫南特贝动物群(BA2-3)的栖息深度(5~60m)相匹配.

(2) 上扬子台地内部的四川长宁观音桥层腕足类, 首次自下而上精细地识别出若干群集(李贵鹏等, 2009), 它们多被归于BA3, 唯有*Mirorthis*群集多样性低, 命名属最丰富, 与*Cliftonia*, *Eostropheodonta*和*Plectothyrella*等3属共生, 归于BA4上部(Zhan等, 2010, 2011). 这是上扬子台地赫南特期已知最深的一个腕足动物群落, 可能与台地西南部发育一个凹陷有关. 尽管如此, *Mirorthis*群集与本文描记的湘西北慈利的*P.-A.*群集, 无论在属种组成还是栖息环境上, 均有显著的差异.

(3) 大巴山弧内附近, 如渝北城口、巫溪等海域底栖环境同样极差, 不适宜于底栖生物生存. 城口杨家坝五峰组顶部厚25cm泥质白云岩(朱兆玲等, 1977)和巫溪白鹿镇五峰组顶部厚20cm深褐色硅质泥岩(据笔者2015年考察)中, 均未发现可供鉴定的腕足类和三叶虫等介壳化石(图7), 推测这两处赫南特期的海水深度接

近盆地, 甚至超过BA5的位置. 再往南, 到石柱漆辽木厂沟(据笔者2010年考察), 观音桥层为薄层黑色碳质粉砂质泥岩, 厚约20cm, 盛产*Aegiomenella* cf. *planissima*, 与极个别*Kinnella*和*Dalmanella*相伴, 系较深水组合(BA4). 其实, 距离不远的漆辽干河沟, 据笔者对原四川区测队采集的标本鉴定结果, 确实发育典型赫南特贝动物群, 化石面貌与宜昌所产者接近, 宜归于BA3下部. 这表明, 从大巴山弧向南可能发育南北向延伸的渝北凹地(新名), 其南端与浅水台地间的分界可能在石柱县境内或附近(图7).

(4) 从下扬子区南京汤山向东到镇江句容进入苏南海盆(图7); 从上扬子台地东南缘向东经湘西北抵达湘中海盆(图7); 上扬子台地北缘, 从川北旺苍大两会和南江桥亭向北到南郑福成挂宝岩(李耀西等, 1975)盛产典型赫南特贝动物群; 到南郑梁山进入陕南斜坡(图7), 栖息*P.-A.*组合(BA4); 向东北到镇巴等地的*P.-A.*组合多样性更低(图7); 再往北进入南秦岭海盆(陕南紫阳、岚皋和镇坪等地, 图7), 均沉积黑色笔石页岩, 海底严重缺氧、滞流, 正常底栖介壳动物不能存活, 推测水深明显超过200m(BA6及以下).

综上所述, 扬子区赫南特期从广阔的台地(上扬子区)经斜坡到盆地的各种沉积相, 展示了广布、分异的腕足动物群落, 多样性从少(近岸、浅水)到多(远岸、较深水)、再到少(斜坡、缓坡或凹地、深水), 属种变得越来越稀少, 最后在盆地中完全消失的连续分布的实例. 相似的情况也见于瑞典(Dahlgvist等, 2010).

7 小结和问题

华南拥有赫南特期化石的大量产地, 既有浅水相, 又有深水相, 既有介壳相, 又有笔石相, 还有多种组合类型. 就全球而言, 它已成为研究其群落生态及其环境的最佳地区.

浅水相的赫南特贝动物群在上扬子台地平坦海底尤为丰盛. 在这个海域里, 西到川西汉源(如轿顶山)、甘洛(如前进), 北到川北南江(如轿亭)和陕南南郑(如福成挂宝岩)与西乡(如三郎铺)(俞剑华等, 1986), 南到黔北遵义(如朱家坡)、湄潭(如天成), 东抵鄂西宜昌(如王家湾)和远安, 除了岸边海域和不同大小的岛屿或半岛外, 大都能见到其踪迹(图8). 属种组成的多变, 常见分子的广布, 群落生态的分异, 成为该动物群在上

扬子台地内的综合特征. 同时, 它与广布的 *M. (Songxites) mucronata* 三叶虫动物群共生(图8), 也成为识别这个层段的关键.

深水相的赫南特期动物群包括本文记录的湘西北以及赣皖苏浙诸省(以上三叶虫以 *M. (Songxites) wuningensis* 为主)和陕南(产 *M. (Songxites) nanchengensis*) (图7和8). 腕足类属种稀少而稳定, 群落群集很少分异. 就三叶虫而言, 浙西北堰口组盛产大眼睛的 *M. (Songxites) mucronata* (Zhou等, 2011) (图7), 而相伴的腕足类多样性却极低, 主要分子即为桃源、慈利新开岭层的 *Aegiomenella planissima* (深水类型), 这一现象很是蹊跷. 在这个特定的地史时期里, 腕足类与三叶虫的群落生态演变是否完全合拍, 尚不得而知.

湘西北桃源、慈利上奥陶统顶部发育新开岭层, 是奥陶纪末全球气候与海洋环境巨变的一个缩影. 假设本区穿越奥陶-志留纪分界时沉积速率均等, 又未观察到同生或后期岩层变形的现象, 根据五峰组所含笔石带(从 *D. complexus* 带到 *N. extraordinarius* 带)及其压实厚度(40m)和绝对年龄值(*Dicellograptus complexus* 带之底(447.62Ma)到 *Metabolograptus persculptus* 带之底(444.43Ma)) (Chen等, 2014; 陈旭等, 2017), 可推算出新开岭层的沉积时间只有1.2万年. 这从一个侧面说

明, 赫南特期全球温度变化(从温室效应到冰川时期、再转暖, 变化幅度达到6~10°C)、海平面升降(从大幅度下降到急剧上升, 变化幅度在50~100m之间)和海域底部充氧与缺氧的转换等重大变化(Brenchley等, 2003; Finnegan等, 2011)确实在湘西北桃源慈利一带发生了. 这或许表明, 这次全球重大环境变化, 在时间上比我们原先想象的要短得多, 尤其是对深水域的影响, 明显短于浅水域. 即与浅水海域受到的重创时间比较, 则对深水域的影响明显短很多. 奥陶纪末笔石和腕足类的大灭绝就是先从浅水域开始(*Diceratograptus mirus* 亚带), 后才涉及到深水域的(*N. extraordinarius* 带中期) (陈旭和樊隽轩, 2004; 戎嘉余和詹仁斌, 2004).

最后, 以下问题还需要进一步思考: (1) 深入研究桃源、慈利的五峰组和龙马溪组的笔石带, 以及聚焦奥陶纪大灭绝前后笔石动物群多样性的变化, 对夹于两者之间的新开岭层精确层位及其动物群宏演化有重要意义; (2) 赫南特期全球环境变化为什么对深水海域的影响时间比对浅水海域的影响短得多? (3) 华南赫南特期沉积环境为何差别如此之大, 以至于滋生不同的壳相动物群(特别是腕足类)? (4) 除海水深度及由此引发的其他环境因素外, 上述差异是否还受到生物地理的制约? 或另有洋流的影响? (5) 靠近华夏古陆北

图8 扬子区晚奥陶世赫南特早中期腕足动物和三叶虫属(种)的生态地理分布

缘外的浅水海域为何未发现如同上扬子台地那样的浅水典型赫南特贝动物群?

致谢 湖南省区域地质调查大队刘义仁高工热情提供地质信息, 审稿人提出很好的修改意见, 参加陕南镇巴野外工作的还有黄冰、唐鹏、燕夔、王光旭、张小乐、张雨晨、陈迪等, 张勇在野外考察中大力协助, 任玉皋清绘部分图件, 特向上述各位深表谢意。

参考文献

- 常美丽. 1981. 湖北宜昌奥陶系顶部赫南特贝动物群. 古生物学报, 20: 557-565
- 陈旭. 1990. 论笔石的深度分带. 古生物学报, 29: 507-526
- 陈旭, 樊隽轩, Melchin M J, Mitchell C E. 2004. 华南奥陶纪末笔石灭绝及幸存的进程与机制. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 9-54, 1037-1038
- 陈旭, 樊隽轩, 王文卉, 王红岩, 聂海宽, 石学文, 文治东, 陈冬阳, 李文杰. 2017. 黔渝地区志留系龙马溪族黑色笔石页岩的阶段性渐进展布模式. 中国科学: 地球科学, 47: 720-732
- 杜森官. 1989. 安徽地层志, 志留系分册. 合肥: 安徽科学技术出版社. 1-164
- 葛祥英, 牟传龙, 周昱昱, 梁薇. 2014. 湖南晚奥陶世凯迪晚期—赫南特期沉积相及岩相古地理. 沉积学报, 32: 8-16
- 焦世鼎, 张全忠. 1984. 南京汤山地区 *Dalmanitina-Hirnantia* 动物群的新发现兼论奥陶系与志留系界线. 中国地科院南京地质矿产研究所所刊, 5: 66-77
- 李贵鹏, 詹仁斌, 吴荣昌. 2009. 四川长宁晚奥陶世赫南特贝动物群及其对环境变化的响应. 高校地质学报, 15: 304-317
- 李积金, 成汉钧. 1988. 汉中梁山南郑组的岩性及生物群特征. 陕西地质, 6: 31-44
- 李文厚. 1997. 南郑梁山奥陶系与志留系界线附近的沉积特征及沉积环境. 地层学杂志, 21: 146-150, 160
- 李耀西, 宋礼生, 周志强, 杨景尧. 1975. 大巴山西段早古生代地层志. 北京: 地质出版社. 1-372
- 林天瑞. 1981. 江西武宁晚奥陶世 *Dalmanitina* 的一个新亚属—*Songxites*. 古生物学报, 20: 88-91
- 刘洪福. 1986. 陕西南郑梁山南郑组的时代及生物群. 西北大学学报, 16: 117-119
- 刘晓, 张元动, 周传明. 2012. 浙西北上奥陶统文昌组和堰口组沉积特征及其意义. 古地理论, 14: 101-116
- 刘义仁, 傅汉英. 1990. 湖南晚奥陶世五峰期的古地理. 湖南地质, 9: 1-7
- 卢衍豪. 1959. 中国南部奥陶系地层的分类和对比. 北京: 地质出版社. 1-113

- 戎嘉余. 1979. 中国的赫南特贝动物群(*Hirnantia* Fauna)并论奥陶系与志留系的分界. 地层学杂志, 3: 1-29
- 戎嘉余. 1986. 生态地层学的基础-群落生态的研究. 见: 中国古生物学会, 主编. 中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文集. 合肥: 安徽科技大学出版社. 1-24
- 戎嘉余, 许汉奎. 1987. 中扎晚奥陶世腕足类. 中国科学院南京地质古生物研究所丛刊, 11: 1-19
- 戎嘉余, 许汉奎, 杨学长. 1974. 志留纪腕足类. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 主编. 西南地区化石手册. 北京: 科学出版社. 195-208
- 戎嘉余, 詹仁斌. 2004. 华南志留纪早期腕足动物的残存与复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 97-126, 1041
- 盛莘夫. 1974. 中国的奥陶系划分与对比. 北京: 地质出版社. 1-153
- 苏文博. 2001. 上扬子地台南缘奥陶纪层序地层及海平面变化研究. 北京: 地质出版社. 1-106
- 汪隆武, 许红根, 齐岩辛, 唐增才, 俞国华. 2004. 浙赣交界地区上奥陶统红家坞组. 地层学杂志, 28: 52-55
- 易庸恩. 1963. 志留纪三叶虫. 见: 地质部地质科学研究所第三室, 主编. 秦岭化石手册. 北京: 中国工业出版社. 52-53
- 俞剑华, 方一亭, 梁诗经, 刘怀宝. 1984. 江西武宁奥陶系与志留系界线. 南京大学学报(自然科学版), 3: 533-544
- 俞剑华, 方一亭, 张大良. 1986. 陕西西乡三郎铺奥陶系与志留系界线剖面. 南京大学学报(自然科学版), 22: 475-490
- 曾庆奎. 1987. 腕足类(早古生界). 见: 地质矿产部宜昌地质矿产研究所, 主编. 长江三峡地区生物地层学(2)早古生代分册. 北京: 地质出版社. 209-245
- 曾庆奎. 1991. 峡东地区奥陶纪腕足类群落与海平面升降变化. 中国地质科学院宜昌地质矿产研究所所刊, 16: 19-39
- 曾庆奎, 陈孝红, 王传尚, 张淼, 韩会卿. 2016. 宜昌地区赫南特动物群及其生境和灭绝原因以及兰多维列世生物群演变. 武汉: 中国地质大学出版社. 1-112
- 曾庆奎, 倪世钊, 徐光洪, 周天梅, 汪啸风, 李志宏, 赖才根, 项礼文. 1983. 长江三峡东部地区奥陶系划分与对比. 中国地质科学院宜昌地质矿产研究所所刊, 6: 1-68
- 张琳娜, 樊隽轩, 陈清. 2016. 华南上奥陶统观音桥层的空间分布和古地理重建. 科学通报, 61: 2053-2063
- 张文堂. 1974. 志留纪三叶虫. 见: 中国科学院南京地质古生物研究所, 主编. 西南地区地层古生物手册. 北京: 科学出版社. 173-187
- 周志毅, 罗惠麟, 尹恭正, 胡世学, 詹冬琴. 2014. 滇东北奥陶纪三叶虫的地层分布. 古生物学报, 53: 420-442
- 周志毅, 袁文伟, 韩乃仁, 周志强. 2004. 扬子陆块奥陶纪末期-志留纪早期三叶虫的灭绝和复苏. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 主编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 127-152, 1042
- 朱兆玲, 葛梅钰, 许汉奎, 袁克兴, 李应楷, 李豫忠, 苏良友, 何廷贵,

- 王兆熙, 李锡章, 苗作贵, 马春发, 李财顺. 1977. 四川城口地区早古生代地层. 地层古生物, 5: 1–64
- 朱兆玲, 林尧坤, 陈挺恩, 章森桂, 俞昌民. 1986. “南郑页岩”时代的再认识. 地层学杂志, 10: 98–107
- Azmy K, Veizer J, Jin J S, Copper P, Brand U. 2006. Paleobathymetry of a Silurian shelf based on brachiopod assemblages: An oxygen isotope test. *Can J Earth Sci*, 43: 281–293
- Benedetto J L. 1986. The first typical *Hirnantia* Fauna from South America (San Juan Province, Argentine Precordillera). In: Racheboeuf P R, Emig C C, eds. *Biostratigraphic Palaeozoique*, 4: 439–447
- Bergström J. 1968. Upper Ordovician brachiopods from Västergötland, Sweden. *Geol Palaeontol*, 2: 1–35
- Boucot A J. 1975. *Evolution and Extinction Rate Controls*. Amsterdam: Elsevier. 1–427
- Boucot A J. 1981. *Principles of Benthic Marine Palaeoecology*. New York: Academic Press. 1–463
- Brenchley P J, Carden G A, Hints L, Kaljo D, Marshall J D, Martma T, Meidla T, Nölvak J. 2003. High-resolution stable isotope stratigraphy of Upper Ordovician sequences: Constraints on the timing of bioevents and environmental changes associated with mass extinction and glaciation. *Geol Soc Am Bull*, 115: 89–104
- Brett C E, Boucot A J, Jones B. 1993. Absolute depths of Silurian benthic assemblages. *Lethaia*, 26: 25–40
- Candela Y. 2011. A systematic revision of the Ordovician plectambonitoid brachiopods *Chonetoida* and *Sericoidea*. *J Systematic Palaeontol*, 9: 499–522
- Chen Q, Fan J X, Melchin M J, Zhang L. 2014. Temporal and spatial distribution of the Wufeng Formation black shales (Upper Ordovician) in South China. *GFF*, 136: 55–59
- Cocks L R M, Fortey R A. 1998. The palaeogeographical significance of the latest Ordovician fauna from the Panghsa-Pye Formation of Burma. *Spec Pap Palaeontol*, 67: 57–76
- Cocks L R M, McKerrow W S. 1984. Review of the distribution of the commoner animals in Lower Silurian marine benthic communities. *Palaeontology*, 27: 663–670
- Cocks L R M, Price D. 1975. The biostratigraphy of the Upper Ordovician and Lower Silurian of south-west Dyfed, with comments on the *Hirnantia* Fauna. *Palaeontology*, 18: 703–724
- Dahlquist P, Harper D A T, Wickström L. 2010. Late Ordovician shelly faunas from Jämtland palaeocommunity development along the margin of the Swedish Caledonides. *Bykk Geosci*, 85: 505–512
- Destombes J. 1963. Quelques nouveaux Phacopina (trilobites) de l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas (Maroc). *Notes Serv Géol Maroc*, 23: 47–64
- Destombes J. 1972. Les trilobites du sous-ordres Phacopina de l'Ordovicien de l'Anti-Atlas (Maroc). *Notes Mém Serv Géol Maroc*, 240: 1–113
- Finnegan S, Bergmann K, Eiler J M, Jones D S, Fike D A, Eisenman I, Hughes N C, Tripati A K, Fischer W W. 2011. The magnitude and duration of Late Ordovician–Early Silurian glaciation. *Science*, 331: 903–906
- Fursich F T, Hurst J M. 1974. Environmental factors determining the distribution of brachiopods. *Palaeontol*, 17: 879–900
- Geng L Y. 1984. Late Ashgillian glaciation—Effects of Eustatic fluctuation on the Upper Yangtze Sea. In: Mu E Z, ed. *Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China, Ordovician–Silurian Boundary*, 1. Hefei: Anhui Science and Technology Publishing House. 269–286
- Harper D A T. 1981. The stratigraphy and faunas of the Upper Ordovician High Mains Formation of the Girvan district. *Scott J Geol*, 17: 247–255
- Havlíček V. 1971. Brachiopodes de l'Ordovicien du Maroc. *Notes Mem Serv Géol Maroc*, 230: 1–135
- Hints L, Harper D A T. 2015. The Hirnantian (Late Ordovician) brachiopod fauna of the East Baltic: Taxonomy of the key species. *Acta Palaeontologica*, 60: 395–420
- Hints L, Parnaste H, Gailite L I. 2012. *Hirnantia sagittifera* (Brachiopoda) and *Mucronaspis mucronata* s.l. (Trilobita) in the Upper Ordovician of the East Baltic: taxonomy and distribution. *Eston J Earth Sci*, 61: 65–81
- Ingham J K. 1977. The Upper Ordovician trilobites from the Cautley and Dent districts of Westmorland and Yorkshire. Part 3. *Palaeontogr Soc Monogr*, 130: 89–121
- Li J J, Qian Y Y, Zhang J M. 1984. Ordovician–Silurian boundary section from Jingxian, South Anhui. *Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China, Ordovician–Silurian Boundary*, 1. Hefei: Anhui Science and Technology Publishing House. 287–308
- Li L X, Feng H Z, Janussen D, Reitner J. 2015. Unusual deep water sponge assemblage in South China—Witness of the end-Ordovician mass extinction. *Sci Rep*, 5: 10.1038/srep16060
- Marek L, Havlíček V. 1967. The articulate brachiopods from the Kosov Formation (upper Ashgillian). *Věst Ústř Úst Geol*, 42: 275–284
- Melou M. 1987. Découverte de *Hirnantia sagittifera* (M'Coy, 1851) (Orthida, Brachiopoda) dans l'Ordovicien Supérieur (Ashgillien) de l'extrémité occidentale du Massif Armorican. *Geobios*, 20: 679–685
- Owen A W. 1981. The Ashgill trilobites of the Oslo Region, Norway. *Palaeontogr Abt A*, 175: 1–88
- Percival I G, Webby B D. 1996. Island benthic assemblages: With examples from the Late Ordovician of Eastern Australia. *Hist Biol*, 11: 171–185
- Popov L E, Cocks L R M. 2014. Late Ordovician brachiopods from the Chingiz Terrane, Kazakhstan, and their palaeogeography. *J Systematic Palaeontol*

- [Palaeont](#), 12: 687–758
- Potter A W, Boucot A J. 1992. Middle and Late Ordovician brachiopod benthic assemblages of North America. In: Webby B D, Laurie J R, eds. *Global Perspectives on Ordovician Geology*. Rotterdam: Balkema. 307–323
- Reed F R C. 1905. The classification of the Phacopidae. *Geol Mag*, 5: 172–178, 224–228
- Reed F R C. 1915. Supplementary memoir on new Ordovician and Silurian fossils from the Northern Shan States. *Palaeontol Indica* (New Series), 6: 1–98
- Rasmussen C M Ø, Harper D A T, Blodgett R B. Late Ordovician brachiopods from West-central Alaska: systematics, ecology and palaeobiogeography. *fossils Strata*, 58: 1–103
- Rong J Y. 1984. Brachiopods of latest Ordovician in the Yichang District, western Hubei, Central China. *Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China, Ordovician-Silurian Boundary, 1*. Hefei: Anhui Science and Technology Publishing House. 111–190
- Rong J Y, Chen X, Harper D A T. 2002. The latest Ordovician *Hirnantia* Fauna (Brachiopoda) in time and space. *Lethaia*, 35: 231–249
- Rong J Y, Harper D A T. 1988. A global synthesis of the latest Ordovician Hirnantian brachiopod faunas. *Trans R Soc Edinb (Earth Sci)*, 79: 384–402
- Rong J Y, Huang B, Zhan R B, Harper D A T. 2008. Latest Ordovician brachiopod and trilobite assemblage from Yuhang, northern Zhejiang, East China: a window on Hirnantian deep-water benthos. *Hist Biol*, 20: 137–148
- Rong J Y, Zhan R B, Harper D A T. 1999. The Late Ordovician (Caradoc-Ashgill) *Foliomena* (Brachiopoda) Fauna from China: Implication for its origin, ecological evolution, and global distribution. *Palaaios*, 14: 412–432
- Sheehan P M. 1979. Swedish Late Ordovician marine benthic assemblage and their bearing on brachiopod zoography. In: Gray J, Boucot A J, eds. *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment*. Corvallis: Oregon State University Press. 61–73
- Temple J T. 1965. Upper Ordovician brachiopods from Poland and Britain. *Acta Palaontologica*, 10: 379–450
- Vandenberg A H M, Rickards R B, Holloway D J. 1984. The Ordovician-Silurian boundary at Darraweit Guim, central Victoria. *Alcheringa*, 8: 1–22
- Villas E, Lorenzo S, Gutiérrez-Marco J C. 1999. First record of a *Hirnantia* Fauna from Spain, and its contribution to the Late Ordovician palaeogeography of northern Gondwana. *Trans R Soc Edinb (Earth Sci)*, 89: 187–197
- Wang Y, Boucot A J, Rong J Y, Yang X C. 1987. Community Palaeoecology as a geologic tool: the Chinese Ahgillian-Eifelian (latest Ordovician through Early Middle Devonian) as an example. *Spec Pap Geol Soc Am*, 211: 1–100
- Wei X, Zhan R B. 2017. A late Rhuddanian (early Llandovery, Silurian) trilobite association from South China and its implications. *Palaeo-world* (in press). <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2017.05.008>
- Wright A D. 1968. A westward extension of the Upper Ashgillian *Hirnantia* Fauna. *Lethaia*, 1: 352–367
- Wu H J. 1984. A species of *Dalmanitina* (Trilobite) from Deqing and Yuqian counties, western Zhejiang. *Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China, Ordovician-Silurian Boundary, 1*. Hefei: Anhui Science and Technology Publishing House. 455–466
- Zezina O N. 2008. Biogeography of the recent brachiopods. *Paleontol J*, 42: 830–858
- Zhan R B, Cocks L R M. 1998. Late Ordovician brachiopods from the South China Plate and their palaeogeographical significance. *Spec Pap Palaeontol*, 59: 1–70
- Zhan R B, Liu J B, Liang Y, Li G P. 2011. α - and β -diversity Change of Late Ordovician *Hirnantia* Fauna of Changning, Sichuan, Southwest China. *Acta Geol Sin*, 85: 330–339
- Zhan R B, Liu J B, Percival I G, Jin J S, Li G P. 2010. Biodiversification of Late Ordovician *Hirnantia* fauna on the Upper Yangtze Platform, South China. *Sci China Earth Sci*, 53: 1800–1810
- Zhan R B, Rong J Y, Jin J S, Cocks L R M. 2002. Late Ordovician brachiopod communities of southeast China. *Can J Earth Sci*, 39: 445–468
- Zhang Y D, Chen X, Yu G H, Goldman D, Liu X. 2007. Ordovician and Silurian rocks of northwest Zhejiang and northeast Jiangxi provinces, SE China. Hefei: University of Science and Technology of China Press. 1–189
- Zhou Z Q, Zhou Z Y, Yuan W W. 2011. Late Ordovician (Hirnantian) *Mucronaspis* (*Songxites*)-dominant trilobite fauna from northwestern Zhejiang, China. *Memoirs Assoc Australas Palaeontol*, 42: 75–92
- Ziegler A M. 1965. Silurian marine communities and their environmental significance. *Nature*, 207: 270–272
- Ziegler A M, Cocks L R M, Bambach R K. 1968. The composition and structure of Lower Silurian marine communities. *Lethaia*, 1: 1–27

(责任编辑: 胡修棉)